Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuch einer Lösung des Heterocysten-Problems

Von

Lothar Geitler in Wien

(Mit 1 Tafel)

(Vorgelegt in der Sitzung am 23. Juni 1921)

Einleitung.

Bei einem großen Teil der Schizophyceen kommen die unter dem Namen Heterocysten (Grenzzellen) bekannten, eigentümlichen Zellen vor, nach denen die ganze Gruppe den Namen *Heterocysteae* bekommen hat. Diese Bildungen sind so auffallend, daß sich die Frage von selbst aufdrängt, was sie eigentlich zu bedeuten haben.

Ein Teil der Autoren wollte beweisen, daß die Heterocysten nichts anderes seien als degenerierende Zellen, die keine Bedeutung an sich, sondern nur eine für den Faden, in dessen Verlauf sie auftreten, besitzen. Diese Behauptung wirkt wegen des großen Mißverhältnisses zwischen dem komplizierten Bau, der eine recht wichtige Funktion erwarten läßt, und den ihnen zugeschriebenen nebensächlichen Funktionen (die übrigens mitunter nur eine unberechtigte Verallgemeinerung von an kleinen Gruppen gewonnenen Erfahrungen darstellen) ziemlich unbefriedigend. — Ein anderer Teil hielt diese sichtlich im Vergleich zu den vegetativen Zellen oder gar zu den Dauerzellen an festen Inhaltsstoffen armen Zellen für Reservestoffbehälter. — Außerdem beschrieben einige wenige Autoren Erscheinungen, die auf eine auffallende Lebendigkeit des Inhalts, speziell auf Fortpflanzungsvorgänge, hindeuteten. Diese unsystematischen, auf zufälligen Beobachtungen beruhenden Angaben konnten den Kampf mit den systematisch angestellten Untersuchungen nicht aufnehmen, zumal die Beobachter selbst ihnen keine Bedeutung beimaßen oder sie nach einer der beiden Meinungen interpretierten, also sie entweder als Abnormität des degenerierenden oder des Reservestoff speichernden Inhaltes hinnahmen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die erste Annahme, der zufolge die Heterocysten degenerierende Zellen ohne unmittelbare Bedeutung sind, die, wie Borzi (5) will, zur Unterbrechung des Fadens und zur Koloniebildung, oder, nach der Meinung Kohls (14), der Scheinastbildung und »Hormogoniengeburt« dienen, besitzt die meisten Anhänger. Noch in letzter Zeit ist eine Arbeit (21) erschienen, die diese Ansicht verficht, wenn auch nur mit Beschränkung auf die Nostocaceen. Diese Beschränkung scheint mir bereits für eine wirkliche Lösung des Problems verfehlt. Da die Heterocysten bei allen Formen in prinzipiell derselben Gestalt auftreten, so kann ein Licht auf die Frage nur fallen, wenn man nach der Bedeutung der Heterocysten überhaupt frägt.

Der Autor unterscheidet die drei oben angeführten Möglichkeiten. Das Resultat der — hauptsächlich cytologischen — Untersuchungen ist, daß die Heterocysten degenerierende Zellen sind, die ein Zerreißen des Fadens bewirken, und zwar dadurch, daß sie in loserem Zusammenhang mit den vegetativen Zellen stehen als diese untereinander.

Wie wenig durch diese Lösung gewonnen ist, sieht man, wenn man sich folgende Fragen vorlegt. Was sollen die terminalen Heterocysten bedeuten, wie sie an den Enden der Hormogonien von *Nostoc* auftreten und wie sie für die Rivulariaceen charakteristisch sind? Was soll die serienweise Anordnung zu mehreren hintereinander, wie sie bei fast allen *Heterocysteae* eine sehr häufige Erscheinung ist? Wozu dienen die Heterocysten in den mehrreihigen Fäden der Stigonemataceen? Was bedeuten die nicht seltenen Fälle, in denen sich Heterocysten in ganz jungen, zwei- oder vierzelligen Keimlingen, oft noch vor dem Aufspringen der Dauerzellenmembran, bilden?[1]

Überdies können die den Heterocysten zugeschriebenen Funktionen auch ohne ihre Mithilfe zustande kommen, was auch Lemmermann (15, p. 15) feststellt.

Es fragt sich, wie man zu dieser Ansicht hat kommen können, da die Heterocysten bei naiver Betrachtung durchaus den Eindruck von lebendigen und wichtigen Organen, speziell von Fortpflanzungsorganen, machen. Dafür hielten sie auch die älteren Autoren, wie Kützing.[2] Diese Annahme behauptete jedoch zuviel, da an Fortpflanzungsorganen Fortpflanzungsvorgänge zu beobachten sein müssen, was aber den späteren Autoren nicht gelang. Sie behaupteten nun zu wenig, indem sie die Ansicht vertraten, daß die Heterocysten mit Fortpflanzungsvorgängen überhaupt nichts zu tun hätten. Unter diesem Zeichen stehen alle folgenden Untersuchungen. Da keine Keimung beobachtet werden konnte, so wurde die relative Farb-

---

[1] Diese Beobachtung habe ich namentlich an *Nostoc*-Arten häufig gemacht (vgl. auch 2).

[2] Zitiert bei Brand (7, p. 42).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

losigkeit und Armut an festen Stoffen des Inhalts als Absterbeerscheinung gedeutet. Man ging so weit, die Gelbfärbung der Heterocysten in die Membran zu verlegen und den Inhalt als wässerig zu bezeichnen (z. B. Kirchner, 13, p. 47). Zwar hatte Pringsheim (19) eine gegenteilige Bemerkung gemacht, nämlich bei *Rivularia* eine grüne Heterocyste mit körnigem Inhalt beobachtet, doch wurde die kleine Notiz nicht weiter beachtet. Ebenso erging es der Bemerkung, die Bornet und Thuret an *Nostoc ellipsosporum* machten. 4, p. 94 heißt es: »il n'est pas rare de rencontrer de vieux hétérocysts dont le contenu est redevenu granuleux, un peu verdâtre, et qui ressemblent à des spores.« (Vgl. Taf. XXVII, Fig. 8). 1903 erschien dann die ausführliche Arbeit Kohls (14), die den cytologischen Nachweis zu erbringen schien, daß der Inhalt der Heterocysten in Degeneration begriffen sei. Knapp vorher war die Arbeit Brands (6) erschienen, der an Heterocysten von *Nostoc commune* Keimungsvorgänge sah.[1] Kohl, der sie vor der endgültigen Drucklegung seiner Abhandlung noch zu Gesicht bekommen hatte, wurde durch sie zu keiner anderen Meinung gebracht (14, letzter Abschnitt).

Was die Ansicht 2 anbelangt, so stellte man sich vor, daß die an den Pori der Heterocysten auftretenden *Cyanophycin*-Körnchen als Reservestoff dienen. Hieronymus (12, p. 483) stellte dies als Vermutung auf, während Hegler (11, p. 305) dieser Meinung schon entschiedener zuneigte. Auch Brand (7, p. 44) schloß sich dieser Auffassung an und deutete seine Keimungen als ausnahmsweise Funktion der sonst Reservestoff speichernden Heterocysten. Lemmermann (15, p. 15) erhebt dagegen den ganz richtigen Einwand: »Als Reservestoffbehälter möchte ich sie (die Heterocysten) nicht auffassen, da dann der Inhalt doch annähernd denselben Reichtum an Reservestoffen aufweisen müßte, wie bei den Dauerzellen.«

Zur Ansicht 3 ist zu bemerken, daß an Heterocysten in der Regel keine Fortpflanzungserscheinungen zu beobachten sind, daß man sie daher nicht schlechthin als Fortpflanzungsorgane bezeichnen kann. In welchem Sinn man davon reden kann, werden die nächsten Kapitel zeigen.

Hier ist noch die Arbeit Spratts (20) zu erwähnen, in der die interessante Beobachtung von aus Heterocysten der in den *Cycas*-Wurzelknöllchen lebenden Schizophycee austretenden Gonidien mitgeteilt wird.

Zum Schlusse dieses Abschnitts soll noch die Ansicht Carters (8, zitiert bei Brand, 7, p. 42), die auch ich einige Zeit erwogen, aber nicht bestätigt gefunden habe, Erwähnung finden. Es handelt sich um die Auffassung, daß die Heterocysten zur Befruchtung

---

[1] Dieser Schrift verdanke ich die eigentliche Anregung zu meinen Untersuchungen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der Dauerzellen dienen, also namentlich dort, wo die Dauerzellen in unmittelbarer Nähe der Heterocysten entstehen, wie bei *Cylindrospermum*, einigen *Anabaena*-Arten und einigen Rivulariaceen. Man kann jedoch in keinem Fall irgendeine Veränderung, auch nicht cytologisch, in den den Dauerzellen benachbarten Heterocysten feststellen (siehe Fig. 1 der Tafel). Die Entwicklung erfolgt während der Entstehung der Dauerzellen bis zu ihrer Reife genau so, wie in irgend einer anderen Heterocyste auch.

Morphologie und Cytologie.

Um der Lösung des ganzen Problems näher zu kommen, war Vorbedingung ein genaues morphologisches und cytologisches Studium. Auf die Cytologie wurde nur soweit eingegangen, als es bei der auf diesem Gebiet herrschenden Unsicherheit ohne Vornahme eigener größerer Arbeiten in dieser Richtung möglich war.

Das untersuchte (lebende) Material war das folgende:

Nostoc punctiforme (aus Gunnera und Cycas)
» *paludosum*
» *Linckia*
» *carneum*
» *ellipsosporum*
» *commune*
» *microscopicum*
» *sphaericum*
» *verrucosum*
Anabaena Hallensis
» *oscillarioides*
» *Azollae*
Cylindrospermum muscicola
Microchaete tenera
Scytonema Hofmanni
» *Julianum*
Tolypothrix lanata [1]
» *limbata*
Hapalosiphon flexuosus
Stigonema minutum
Calothrix fusca
Rivularia, 2 Spezies.

Außerdem noch einige nicht bestimmbare *Nostoc* und *Scytonema*- oder *Tolypothrix*-Arten.

[1] Lemmermann (15, p. 218) vereinigt *T. lanata* mit *T. tenuis* und nennt sie *T. tenuis*. Nach meinen Erfahrungen ist *T. lanata* eine wohl unterschiedene eigene Form.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Als Vergleichsmaterial für die Cytologie wurden Chroococcaceen und Oscillatoriaceen herbeigezogen.

Die Kulturbedingungen werden, wo es darauf ankommt, besonders erwähnt werden. Im allgemeinen wurden Agarkulturen benutzt oder die Algen submers in Nährlösung gezogen. Als hinreichend erwies sich eine Lösung einer Messerspitze K_2HPO_4 und die gleiche Menge $Ca(NO_3)_2$ in 1 *l* Leitungswasser.

Zu den Untersuchungen diente ein Zeißmikroskop, Wasserimmersion J mit Korrektionsfassung und Oc. 4. In besonders kritischen Fällen stand mir die homogene Imm. 2 *mm*, Ap. 1·30 und Kompensations-Oc. 8 von Zeiß zur Verfügung.

Bei der Untersuchung des Materials war zunächst die vollkommene prinzipielle Übereinstimmung im Bau der Heterocysten bei allen Formen festzustellen. Die vollentwickelten Heterocysten besitzen nebst einer äußeren, der Membran der vegetativen Zellen entsprechenden Pektinmembranschichte eine innere, bei der ich mit Chlorzinkjod immer Violettfärbung erzielen konnte und die auch die übrigen Jod-Zellulosereaktionen zeigte. Demnach scheint sie aus Zellulose zu bestehen, wie auch frühere Autoren angeben. Sie verrät sich ohne Vorbehandlung durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen, ist aber an prallen, ungeschrumpften Exemplaren als besondere Schichte nicht immer unterscheidbar, so daß manchmal der Eindruck einer einheitlichen Membran erweckt wird. Fig. 3,[1] 5, 11, die linke Heterocyste in Fig. 18 und die obere in Fig. 30 lassen beide Schichten erkennen, dagegen Fig. 1, 2 und 6 bis 9 nicht. In diesen Fällen kann man sie meist durch Plasmolytica, wie Glyzerin oder Eisenalaun, zum Abheben bringen und so voneinander isolieren. Durch Druck auf das Deckglas kann man oft den gleichen Effekt erzielen (Fig. 27, untere Heterocyste). In abgestorbenen und geschrumpften Heterocysten ist sie meist ohne Präparation sichtbar (Fig. 10, obere Heterocyste). Sie bleibt lange Zeit nach dem Absterben des Protoplasten erhalten und verschwindet erst spät, wenn eine Verschleimung und Auflösung der Pektinschichte eingetreten ist.

Mit der Ausbildung der Zelluloseschichte geht oft, aber nicht immer, eine Größenzunahme Hand in Hand. Der Inhalt wird ärmer an körnigen Bestandteilen, die Rindenschicht verliert ihre grüne Färbung und die Heterocyste nimmt eine gelbe Farbe an.[2] Diese Erscheinung beruht wohl zum Teil auf dem Übrigbleiben des Karotins, welches nach der Kalimethode von Molisch[3] (17) zum Auskrystallisieren gebracht werden kann.

---

[1] Von dem eingezeichneten Inhalt ist in diesen und den folgenden Fällen zunächst abzusehen.

[2] Daß die gelbe Färbung nicht der Membran, sondern dem Inhalt zuzuschreiben ist, ist an vakuolisierten sowie an alten, inhaltsleeren Heterocysten sichtbar (vgl. z. B. Fig. 10 mit Fig. 2 und 11).

[3] Einlegen auf mehrere Tage in 20% (Gew.) KOH + 40% (Vol.) Alkohol.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Pori, durch die die vegetativen Zellen miteinander in plasmatischer Verbindung stehen, bleiben bei der Bildung der Heterocysten erhalten und treten deutlich hervor, namentlich wenn in ihrer Umgebung die Zelluloseschichte stärker ausgebildet ist (vgl. z. B. Fig. 3).

Manche vegetative Zellen besitzen nur an einer Seite einen Porus mit Plasmaverbindung, nämlich alle Endzellen der Fäden. Dabei ist es gleichgültig, ob sich an die Zelle überhaupt keine mehr anreiht, oder ob sie an eine degenerierende oder tote (Spaltkörper etc.) angrenzt. Verwandeln sie sich in Heterocysten, so besitzen auch diese nur einen Porus. Das ist z. B. der Fall bei *Tolypothrix*, wenn die Scheinastbildung durch einen Spaltkörper eingeleitet wird (vgl. hierüber 7, p. 39 und Fig. 7 bis 9 meiner Tafel). Verwandelt sich eine Zelle im Fadenverlauf mit angrenzenden gesunden vegetativen Zellen in eine Heterocyste, so besitzt diese zwei Pori (siehe Fig. 3). Bei den mehrreihigen Fäden der Stigonemataceen kann sie wahrscheinlich auch mehr besitzen.

Demnach ergibt sich die Einteilung in terminale und interkalare Heterocysten, je nachdem sie aus terminalen oder interkalaren vegetativen Zellen entstanden sind. Man hat außerdem als Unterabteilung der terminalen basale (an der Basis der peitschenförmigen Fäden der Rivulariaceen), als Unterabteilung der interkalaren laterale (in den mehrreihigen Fäden der Stigonemataceen) unterschieden. Ich nenne jede Heterocyste mit nur einem Porus terminal, auch wenn sie scheinbar im Fadenverlauf auftritt,[1] und jede mit zwei oder mehreren interkalar, auch wenn sie — wie es durch Abreißen manchmal vorkommt — scheinbar am Ende steht. Diese genetische Einteilung trifft das Wesen der Sache besser als die bloß deskriptiven Einteilungen nach der Stellung im Faden.

Die Entwicklung der Heterocysten von ihrer Bildung aus den vegetativen Zellen an bis zu ihrem Tod stellt in der Regel keine stetig abfallende Kurve dar, wenn man auf der Ordinate den Grad der Degeneration des Inhalts und auf der Abszisse die Zeit aufträgt. Vielmehr schaltet sich an einer bestimmten Stelle ein horizontales oder schwächer abfallendes Kurvenstück ein. Während dieser Zeit besitzt die Heterocyste ihre fertige Form und Größe, die Zelluloseschichte ist ausgebildet und der Inhalt zeigt ein gelbliches Aussehen. Wie aus der Cytologie hervorgehen wird, wäre die Kurve besser so darzustellen, daß das erste absteigende Stück ansteigend zu zeichnen wäre (Entwicklung bis zur vollen Ausbildung), darauf ein ± ausgedehntes Maximum eintritt (Stillstand auf der vollen Ausbildung) und hierauf das Absteigen (Degeneration bis zum Schwund des Protoplasten) erfolgt.[2]

[1] Tatsächlich bezeichnet sie immer das Ende eines Fadens.

[2] Die Entwicklung erfolgt nicht immer in der angegebenen Weise. Manchmal treten schon frühzeitig als Zeichen beginnender Degeneration Vakuolen auf (siehe Fig. 25, oberste Heterocyste).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Diese Erscheinung eines Stillstandes in der Entwicklung habe ich an jungen, kugelförmigen Kolonien von *Nostoc commune*, die noch aus einem einzigen Zellfaden bestanden, auf Agar beobachtet. Obwohl ich nicht mit markierten Individuen, sondern mit ganzen Kolonien arbeitete, kommt mir diese Entwicklung doch ziemlich sichergestellt vor. Für die Fähigkeit, auf dem Stadium der vollen Entwicklung stehen zu bleiben, sprechen auch die Beobachtungen an im Winter gesammeltem Material: es zeigt immer eine Menge entwickelter, aber sehr wenige oder gar keine jungen Heterocysten. In diesem Stadium besitzt die Heterocyste eine bestimmte Färbung, die bei verschiedenen Formen meist verschieden ist (vgl. Fig. 2, 3 und 11).

Der Entwicklungsgang der Heterocysten ist ganz analog dem der Dauerzellen, wenn sie unter Bedingungen stehen, die ein Auskeimen verhindern. Zuerst erfolgt die Ausbildung bis zur Reife, dann tritt eine Ruheperiode ein und schließlich erfolgt der Tod. Daß es sich um keine bloß äußerliche Ähnlichkeit, sondern um eine wirklich analoge Erscheinung handelt, ließe sich zeigen, wenn es gelänge, die die Keimung verhindernden Faktoren aufzuheben.

Solange die Heterocysten noch lebensfrisch sind, d. h. während der ersten Entwicklung und während der Ruheperiode, stehen sie mittels Plasmodesmen, die die Pori durchsetzen, in Verbindung mit den angrenzenden vegetativen Zellen. Das läßt sich durch verschiedene Mittel nachweisen. Kohl (14, p. 106) gibt die Methode mittels heißen Karbolfuchsins an, die aber den Nachteil hat, daß sich Gallerte und Scheiden stark mitfärben und so die Deutlichkeit der Bilder beeinträchtigen. Ich behandelte lebendes Material zunächst durch 8 Tage mit der von Molisch (17) zum Karotinnachweis empfohlenen Kalimethode und färbte dann 2 Stunden in konzentrierter wässeriger Eosinlösung. Die die Pori der Heterocysten durchsetzenden Plasmodesmen sind dann als rosa gefärbte, feine Fäden sichtbar.

Wandeln sich die an die Heterocysten anstoßenden vegetativen Zellen in Heterocysten um (bei interkalaren zu beiden Seiten, bei terminalen an einer), so wird die Plasmaverbindung zwischen der älteren und der in Bildung begriffenen Heterocyste aufgehoben und die jüngere zeigt an der der älteren Heterocyste benachbarten Seite keinen Porus, sondern nur einen an der an die vegetativen Zellen angrenzenden Seite. Diese Entwicklung kann in derselben Art weitergehen: es entstehen dann die bekannten Serien von Heterocysten, die bis zu zehn und darüber Individuen zählen können. An die älteste Heterocyste reihen sich beiderseitig (bei interkalaren) oder einseitig (bei terminalen) nach dem Alter in absteigender Linie terminale Heterocysten; die Pori befinden sich alle an der der ältesten Heterocyste abgekehrten Seite. Dieser Vorgang ist ein gesetzmäßiger, er erfolgt nie in anderer Weise. Die nächst ältere Heterocyste übt dieselbe Wirkung wie ein Spaltkörper oder

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sonst eine degenerierende Zelle aus. Ein Schließen der Pori der sich in terminale Heterocysten umwandelnden vegetativen Zellen, d. h. die Aufhebung der Plasmaverbindung, kann nicht verwundern, da dasselbe z. B. auch bei der Dauerzellenbildung eintritt.

Zwischen der Ausbildung der Serien und der der Dauerzellen scheint eine Korrelation zu bestehen. Wo die Tendenz zur Dauerzellenbildung schwach ist (z. B. bei *Nostoc Linckia* und *Nostoc microscopicum* oder bei den Formen, denen Dauerzellen überhaupt fehlen), treten häufiger Serien auf als im umgekehrten Fall (z. B. bei *Anabaena oscillarioides*, *Anabaena Hallensis*, *Cylindrospermum muscicola*). Die Tendenzen hängen nicht nur vom Material ab, sondern sind auch durch Außenbedingungen Schwankungen unterworfen.

Die Anordnung, die die Bilder Kohl's (14, Taf. *c*, 4 und Taf. *g*, 8) zeigen, bei der die Heterocysten untereinander in Kommunikation stehen, ist eine Ausnahmserscheinung, die bei *Tolypothrix lanata* häufiger auftritt (wenn auch im Vergleich zu der oben beschriebenen Weise selten), bei anderen Formen aber nur ganz vereinzelt. Sie stellt den Grenzfall zu einer von mir an *Nostoc Linckia* und anderen *Nostoc*-Arten, *Scytonema Julianum*, *Tolypothrix lanata*, *Tolypothrix limbata*, *Stigonema minutum* beobachteten, wahrscheinlich bei allen Formen möglichen Erscheinung dar. Es handelt sich um Heterocysten, die in Teilung begriffen zu sein scheinen. Fig. 6 stellt einen Fall dar, wie ich ihn nur an *Tolypothrix lanata* beobachtete. Es scheint sich hier die Heterocyste in drei Teile zu teilen. Im unteren Teil sieht man nur eine Einschnürung, während im oberen sich die Querwand bereits gegen die Mitte zu schließen scheint. Verbreiteter ist der in Fig. 7 abgebildete Fall. Ich beobachtete (an verschiedenen Exemplaren) alle Stadien von der Einbuchtung der Membran am Äquator bis zum Zusammenschluß der Querwand, wobei aber ein Porus offen bleibt. Dies ist der von Kohl abgebildete Grenzfall. Brand (7) hat dieselbe Erscheinung an *Tolypothrix penicillata* beobachtet (vgl. seine Abb. 10 und 11, Taf. 2) und sie als Teilungsstadien der fertigen Heterocysten angesehen, ohne die Entwicklung an einem Individuum verfolgt zu haben. Palla (18, Fig. 21, 22, Taf. XXIV) hat sie ebenfalls an *Tolypothrix lanata* gefunden. Ich verfolgte einige solcher Heterocysten auf *Agar*, ohne das geringste Wachstum feststellen zu können. Somit handelt es sich nur um in Teilung begriffene vegetative Zellen, die ihre Teilung unterbrochen haben[1] und deren beide noch nicht vollständig voneinander getrennte Zellhälften sich als ein Individuum in eine Heterocyste umgebildet haben. Während der Umbildung erfolgen noch kleine Veränderungen, wie Abrundung der Formen, so daß die fertige Doppelheterocyste nicht genau dasselbe Aussehen wie die ursprüngliche in Teilung begriffene vegetative Zelle besitzt.

[1] Nach der Ansicht Fischers (9) können Zellteilungen bei Schizophyceen an jeder beliebigen Stelle der Entwicklung unterbrochen werden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Einen besonderen Fall terminaler Heterocysten stellen jene dar, bei welchen die Zellulosemembran an der den Porus besitzenden Querwand fehlt, so daß hufeisenförmige Formen entstehen. Solche Heterocysten zeichnet auch Palla (18, Taf. XXIV, Fig. 1, 2 und 9).

Im Inneren der Pektin- und Zelluloseschichten befindet sich der Protoplasmakörper. Er ist, wenn die Heterocyste vollentwickelt ist, von einer besonderen Membran rundum umgeben, die sehr dünn ist, wie die Membran der Keimlinge in den Dauerzellen. In prallen, lebensfrischen Heterocysten ist sie nur schwer sichtbar, da sie durch den Turgor des Protoplasten eng an die Zelluloseschicht angepreßt wird. Dagegen ist sie in abgestorbenen Exemplaren mit geschwundenem Protoplasma leicht bemerkbar (siehe Fig. 10, obere Heterocyste). Sie ist durch Plasmolyse wie die Membran der vegetativen Zellen nur schwer abzuheben, manchmal gelingt es, sie durch 33% Chromsäure sichtbar zu machen,[1] meist dann, wenn der Inhalt bereits vakuolisiert ist.

Bisher wurde von einem zwar nicht so wichtigen, wie Kohl glaubt, aber häufig auftretenden Inhaltsbestandteile der Heterocysten abgesehen. Das sind die Verschlußkörper Kohls, die Cyanophycinkörnchen Borzis (5) u. a. Autoren, die Eiweißkrystalloide Heglers (11).

Auf ihren cytologischen Wert wird später eingegangen werden. Hier kommt es zunächst auf ihre physiologische Bedeutung an. Die Ansicht Heglers, derzufolge sie Reservestoffe darstellen, kann durch nichts bewiesen werden. Nie kann man ein Schwinden beobachten, vielmehr trifft man sie in abgestorbenen und aus dem Fadenverband gelösten Heterocysten häufig an.

Nach der Auffassung Kohls wären sie den Kallusplatten in Siebröhren analoge Bildungen. Zunächst ist zu bedenken, daß sie fehlen können,[2] ohne daß die Entwicklung der Heterocysten irgendeine Abänderung erlitte. Ich habe diese Erscheinung an markierten Individuen (z. B. von *Nostoc Linckia*) oft festgestellt. Fig. 2, 25 und 27 zeigen noch grüne, in Bildung begriffene Heterocysten, die keine Verschlußkörper besitzen. Also können diese Körper die Funktion eines Verschlusses der Pori, die die typische Entwicklung der Heterocysten im Gefolge hätte, nicht ausüben. Dazu kommt, daß sie meistens, wenn sie überhaupt auftreten, nicht die von Kohl beschriebene Gestalt zeigen. Nur selten besitzen sie einen kegelförmigen Auswuchs, der in den Porus hineinreicht. Meistens sind sie auch nicht von dickflüssiger Konsistenz, wie Kohl angibt, sondern liegen in Form krystalloider Körnchen vor dem Porus (siehe Fig. 2, obere Heterocyste). In der Mehrzahl der Fälle liegen sie innerhalb der den Protoplasten umschließenden

[1] Dieses Mittel verwendete Gomont (10) zum Nachweis der Membranen der vegetativen Zellen.

[2] Das hat auch Hegler konstatiert (11, p. 305).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Membran (Fig. 9, untere Heterocyste) seltener zwischen dieser und der Zelluloseschichte.

Um die polaren Körnchen, sowie die Heterocysten überhaupt näher zu präzisieren, muß auf die Cytologie eingegangen werden. Dies ist nicht leicht bei der großen Zahl der auf diesem Gebiet herrschenden Meinungen. Ich habe mich im großen und ganzen auf die wertvolle Arbeit Baumgärtels (1) gestützt, die ich nachprüfte und deren Ergebnisse[1] mir den Tatsachen zu entsprechen scheinen. Ich muß sie als bekannt voraussetzen und will hier nur bemerken, daß Baumgärtel folgende Teile des Schizophyceenprotoplastes unterscheidet.

Zu äußerst findet sich eine gefärbte Schicht, das Chromatoplasma, die das ungefärbte Zentroplasma umgibt. Letzterem sind eingelagert die Plasten: die Endoplasten, die die Hauptmasse des »Zentralkörpers« ausmachen und von flüssiger bis steifgeliger Beschaffenheit sein können; ihnen angelagert sind die Epiplasten, durch ihre leichte Tingierbarkeit mit Methylenblau ausgezeichnet (ihnen entsprechen die Zentralkörner Kohls); endlich die Ectoplasten, die dem ganzen Aggregat von Endo- und Epiplasten außen aufsitzen und daher peripher zu liegen kommen (sie sind mit den Cyanophycinkörnern der meisten älteren Autoren identisch).

Die stark lichtbrechenden Körnchen, die man in Dauerzellen regelmäßig antrifft (Fig. 1) und mit denen unter extremen Verhältnissen auch vegetative Zellen[2] angestopft erscheinen können (Fig. 26), sind keine Cyanophycinkörnchen, sondern steifgelige Endoplasten.

Fig. 1 und 7 zeigt die mehr flüssigen Endoplasten mit angelagerten Epiplasten. Fig. 3, 4, 10, 28 gibt ein Bild[3] des lebenden Materials.

Fig. 2 veranschaulicht die Veränderungen, die der Protoplast der vegetativen Zellen während seiner Umbildung in die Heterocysten erleidet. Die Endoplasten rücken auseinander und die Farbe geht von blaugrün über gelbgrün in gelb über. — Nicht immer sind die Endoplasten in den Heterocysten so deutlich geschieden und leicht sichtbar. Meist werden sie größer, flüssiger und schwächer lichtbrechend (Fig. 1). Oft geht das so weit, daß das Innere homogen erscheint (siehe z. B. Fig. 6, 11). Daß dies nicht wirklich der Fall ist, läßt sich durch Färbung mit Methylenblau zeigen: die Epiplasten treten deutlich hervor (Fig. 7).

---

[1] Soweit sie nicht theoretischer Natur sind, wie die Deutung des zentralen Plasmas als offenen Zellkern, wovon aber in dieser Arbeit abgesehen werden kann.

[2] Hieronymus (12, p. 489) hat diese Erscheinung als »Cyanophycinnose« beschrieben.

[3] Die Abbildungen sind keine idealen Schnitte, sondern geben das Objekt unschematisiert so wieder, wie es im Mikroskop bei Einstellung auf die Mitte erscheint.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Diese Bilder stimmen im wesentlichen mit denen Baumgärtels überein (1, Taf. 3, Fig. 39, 56). Er ist der erste, der den Zellinhalt der Heterocysten cytologisch richtig gedeutet hat. Der Inhalt ist nicht degeneriert, die einzelnen Bestandteile der normalen vegetativen Zellen sind auch noch in den vollentwickelten Heterocysten enthalten. Das Pigment des Chromatoplasmas verschwindet zwar, was aber als keine Degenerationserscheinung der ganzen Zelle aufgefaßt werden kann, da dasselbe auch bei den Dauerzellen erfolgt. Diese Ansicht wird durch das folgende Kapitel bestätigt, welches zeigen wird, daß der gelbe Inhalt zu ergrünen vermag und keimungsfähig ist.

Die spätere Degeneration, wie sie in den Heterocysten nach einiger Zeit normalerweise eintritt, gibt sich dadurch kund, daß die Endoplasten zusammenfließen und Vakuolen[1] entstehen.[2] Die Epiplasten sind nicht mehr nachweisbar und mit Methylenblau tritt eine gleichmäßige Färbung zuerst des Zentroplasmas und dann des gesamten Protoplasten überhaupt ein.

Die polaren Körnchen in den Heterocysten sind nach Baumgärtel bald Epiplasten, bald Ectoplasten. Was ihre Physiologie anlangt, so teile ich die Ansicht Baumgärtels (1, p. 140): »Daß solche Bildungen an den Querwänden der Grenzzellen auftreten, läßt sich erklären, wenn man bedenkt, daß die Endoplastensubstanz in Form einer großen zentralen Vakuole das Innere der Heterocysten erfüllt, deren Chromatoplasma sein Pigment verloren hat. Es wird dann auch die Bildung von Kohlehydraten in den Grenzzellen abnehmen und durch die stark verdickten Wände auch eine Ernährung nach Art der Saprophyten erschwert sein; die Zufuhr von Assimilaten kann nur aus den Nachbarzellen durch die erwähnten Poren der Querwände erfolgen. Und wo die zuströmenden Assimilate mit der liquiden Endoplastensubstanz zusammentreffen, also an der inneren Mündung der Heterocystenquerwandporen, bis zu welcher die Vergrößerung der zentralen Vakuole bald reicht, entstehen jene Bildungen als Verschlußkörper, welche in den normalen vegetativen Blaualgenzellen die Oberfläche der Endoplasten besetzen.«

Es ist noch zu bemerken, daß unter Umständen auch in den vegetativen Zellen polare Körnchen an fast allen Formen zu beobachten sind. Bei Formen mit breiten Zellen liegen sie zu vielen an den Querwänden, bei solchen mit schmalen auch oft in der Einzahl (z. B. charakteristisch für *Lyngbya bipunctata*. Vgl. Lemmermann 15, p. 102, Fig. 12, von mir häufig an *Nostoc ellipsosporum*

---

[1] Baumgärtel hält das Zusammenfließen der Endoplasten und die Vakuolenbildung nicht auseinander, was mir nicht richtig zu sein scheint.

[2] Meist tritt nicht eine zentrale, wie angegeben wird, sondern eine seitliche Vakuole auf (siehe Fig. 25), in der oft kleine Körperchen in lebhafter Brownscher Molekularbewegung begriffen sind.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

beobachtet). Es sind dies also keine den Heterocysten eigentümlichen Bildungen. Daher wird man ihnen auch keine besondere Bedeutung gerade für die Heterocysten zuschreiben.

Keimungen von Heterocysten.

Aus den bisher mitgeteilten morphologischen und cytologischen Befunden geht einerseits hervor, daß die Ansicht, die in den Heterocysten nur degenerierende Zellen sieht, der Fülle der Erscheinungen nicht gerecht wird, andererseits, daß die Heterocysten auch keine Reservestoffbehälter, Fortpflanzungsorgane oder der Befruchtung der Dauerzellen dienende Organe sind. Man kommt zu dem Schluß, daß sie überhaupt keine ihrem Bau adäquate Funktion besitzen, daß es sich um typische funktionslose Organe handelt, die zwar in manchen Fällen Funktionen ausüben, wie Fadenunterbrechung, die aber in keiner engeren Beziehung zu ihrem Bau stehen, als z. B. die Unterbrechung, die bei der Dauerzellenbildung auftritt zum Bau der Dauerzellen. Wie verfehlt wäre es, die Funktion der Dauerzellen in ihrem Herausfallen aus dem Faden zu erblicken. Man stelle sich vor, daß die Dauerzellen im Laufe der Entwicklung ihr Keimungsvermögen eingebüßt hätten und man hat einen den Heterocysten analogen Fall.

Wenn diese Auffassung der Heterocysten als funktionslose Organe, die ehemals besondere und wichtige Funktionen besessen haben, die sich in ihrem Bau noch jetzt ausdrücken — sofern keine sehr weitgehende Reduktion erfolgte — richtig ist, so kann sie durch Rückschlagserscheinungen in die alte Funktion bewiesen werden.[1] Gelingt dies, so erfährt man gleichzeitig auch, welches die ehemalige Funktion war. Eine solche primäre oder relativ primäre (denn sie kann selbst wieder die Folge eines Reduktionsvorganges sein) Funktion wird daran kenntlich sein, daß sie eine befriedigende Erklärung des Baues der Heterocysten ermöglicht. Denn zwischen den Funktionen eines Organs und seinem Bau herrschen die engsten Beziehungen. Letzterer ist nur der sichtbare Ausdruck ersterer.

Ich hatte in vereinzelten Fällen (an *Nostoc punctiforme*, *N. Linckia*, *N. carneum*, *N. microscopicum*, *Tolypothrix limbata*) fertig ausgebildete Heterocysten beobachtet, die einen lebhaft blaugrünen, wenn auch ± geschrumpften, zweigeteilten Inhalt zeigten. Später gelang es mir, die noch lebensfrischen Stadien aufzufinden. Die Heterocysten haben einen Inhalt vom Aussehen des in keimenden Dauerzellen vor dem Aufspringen der Membran vorhandenen. Er besitzt ein deutlich sichtbares Chromatoplasma, ist somit lebhaft blaugrün gefärbt, und zwar dunkler als die vegetativen Zellen,

[1] Im Falle einer starken Reduktion, die einen Rückschlag nicht mehr zuließe, würde es bei der bloßen, zwar sehr wahrscheinlichen, aber nicht beweisbaren Annahme bleiben.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und führt große, stark lichtbrechende Körnchen (Ectoplasten)[1] (Fig. 8). Manchmal ist eine Teilung eingetreten, wobei die Zahl der Körnchen und die Intensität der Färbung (die aber noch immer größer als die der vegetativen Zellen ist) abgenommen hat (Fig. 9). Diese Fälle traten in Agarkulturen auf. Fig. 27 zeigt ein Stück einer Serie von drei Heterocysten. Die interkalare besitzt einen zweigeteilten Inhalt vom Aussehen eines Keimlings, die anstoßenden terminalen sind noch in Bildung begriffen. Die beiden Membranschichten der Heterocysten mit zweigeteiltem Inhalt sind durch Druck auf das Deckglas sichtbar gemacht. In einem alten Kulturglas gelang es, bei genauer Durchmusterung des Materials, d. h. wenn man beispielsweise einen Nachmittag lang kleine Partien des Materials untersuchte, eine Anzahl (etwa fünf bis zehn) solcher Heterocysten zu finden. Die cytologische Untersuchung zeigte, daß sich der Inhalt in nichts von dem der vegetativen Zellen unterschied (siehe Fig. 26).

Der Gedanke liegt nahe, diese Erscheinungen als Keimungsvorgänge aufzufassen. Zu erweisen war nur, daß es sich nicht vielleicht um Heterocysten handelt, deren Inhalt gar nicht »degeneriert« war, d. h. seine grüne Färbung nicht verloren und die damit zusammenhängenden Veränderungen nicht erlitten habe, wodurch dieser Erscheinung keine weitere Bedeutung zukäme. Daß es sich wirklich um Ansätze zu einer Keimung handelt, geht aus dem folgenden Fall hervor, der den Schlüssel zur ganzen Heterocysten-Frage liefert.

Mitte Jänner sammelte ich frisches Material von *Nostoc commune*. Ein Teil wurde auf feuchtem Sand unter einer Glasglocke weiter kultiviert, ein anderer in Nährlösung gebracht, und zwar so, daß die in Stücke zerrissénen Thalli untergetaucht lagen, ein dritter auf Agar geimpft und ein vierter auf Gypsstücke, die in Nährlösung lagen, übertragen.

Das Ausgangsmaterial zeigte das normale Aussehen von *Nostoc commune*. Olivengrün gefärbte Zellfäden wurden von schwach gelblichen Heterocysten unterbrochen. Vereinzelt waren Serien von drei Heterocysten anzutreffen. Die Membran der Heterocysten war stark lichtbrechend und verriet dadurch die Anwesenheit der Zelluloseschichte, die auch mittels Chlorzinkjod nachgewiesen werden konnte. Die äußere Schichte war durch ihre größere Mächtigkeit an den Polen sichtbar und trat bei Behandlung mit Plasmolytica deutlich hervor. Der Inhalt war fast homogen und blaßgelb gefärbt. In Fig. 18, links, ist eine solche Heterocyste

[1] Sie quellen allerdings in KOH nicht immer und färben sich auch mit Säurefuchsin nur schwer. Daher ist es nicht ganz sicher, ob es sich um typische Ectoplasten handelt. Von den steifgeligen Endoplasten unterscheiden sie sich durch ihre leichte Löslichkeit in verdünnter HCl und H_2SO_4. Sie liegen nicht immer peripher (das gibt auch Fischer, 9, p. 113, für die Cyanophycinkörner an). Ich habe sie im folgenden einfach als »stark lichtbrechende Körnchen« bezeichnet.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

abgebildet. Außerdem kamen noch Heterocysten vor, die sich durch die mächtige Ausbildung der äußeren Membranschicht von den erwähnten unterschieden (siehe Fig. 11). Sie sind bei *Nostoc commune* keine seltene Erscheinung. Besonders häufig treten sie in alten Agarkulturen auf, wo die Pektinschichte oft abnorm große Dimensionen annimmt. Polare Körnchen waren nur in wenigen Exemplaren sichtbar.

Nach drei Wochen traten in den untergetaucht in Nährlösung liegenden Thalli die in Fig. 12 bis 24 dargestellten Erscheinungen auf. Neben Heterocysten vom normalen Aussehen waren in großer Zahl (in manchen Thallusstücken bis 25%) keimende Heterocysten anzutreffen. Manche besaßen einen intensiv dunkelgrünen, mit stark lichtbrechenden Körnchen angefüllten Inhalt (Fig. 17). Bei anderen war der Inhalt zweigeteilt (Fig. 13, 14, 16, 18, 22, 23). Einige waren aufgesprungen, wobei der Inhalt zutage trat (Fig. 12, 19, 20, 21, 24). Aus manchen waren längere Zellfäden herausgewachsen (Fig. 15), die, je mehr Zellen sie besaßen, desto heller, aber noch immer lebhafter als die vegetativen Fäden des Ausgangsmaterials, gefärbt waren und desto weniger Körnchen führten.

Die Membran der keimenden Heterocysten war auffallend schwach lichtbrechend, so daß die Zelluloseschichte zu fehlen schien. Es waren auch in der Tat weder an den geschlossenen noch an den aufgesprungenen keimenden Heterocysten zwei Schichten sichtbar. Mit Chlorzinkjod und den anderen Jod-Zellulosereaktionen war nie eine Violett-, beziehungsweise Blaufärbung zu erzielen, die an den ungekeimten Heterocysten derselben Präparate immer eintrat. Die beiden Extreme waren durch Zwischenstufen verbunden, bei welchen der Inhalt schwach grün und wenig körnig erschien und die Zelluloseschichte sehr dünn war und sich nur schwach färbte. Nie war an einer Heterocyste, die soweit entwickelt war wie die in Fig. 17 dargestellte, oder in der gar eine Zweiteilung stattgefunden hatte, die Zelluloseschichte mehr nachweisbar.

Die Membran der keimenden Heterocysten schwankte in ihrer Dicke und in ihrem Lichtbrechungsvermögen je nachdem es sich um eine Heterocyste der in Fig. 11 oder in Fig. 18, links, dargestellten Art handelte. Oft war sie so dünn, daß sie bei ungeteiltem Inhalt kaum sichtbar war. War der Inhalt zwei- oder mehrgeteilt, so war sie an den Einbuchtungen der Keimlingszellen erkennbar (Fig. 18. In diesem Fall ist sie überdies durch ihre Mächtigkeit an dem einen Pol sichtbar). Die Dünne der Membran ist leicht erklärlich, wenn man sich die in Fig. 18, links, eingezeichnete Zelluloseschichte weg denkt. Fig. 12, 16 und 19 zeigen Keimlinge, die aus Heterocysten mit dicker äußerer Membranschicht entstanden sind.

Die ganze Erscheinung war sehr auffallend, zumal die meisten keimenden Heterocysten noch im Fadenverband standen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und der Unterschied in der Färbung des Keimlings und den alten vegetativen Zellen sehr groß war. Fig. 13 zeigt diese Verhältnisse.

Es handelt sich in diesen Fällen nicht um nachträgliche Weiterentwicklung noch unfertiger Heterocysten, die noch keine Zelluloseschicht ausgebildet haben, da bei solchen die äußere Membranschicht nie so dick ist, wie die der Fig. 12, 16, 19, 22. Außerdem waren im Ausgangsmaterial nur verschwindend wenige unausgebildete Heterocysten (wie es an Wintermaterial Regel ist), die in gar keinem Verhältnis zur Zahl der Keimungen standen.

Um den exakten Nachweis zu erbringen, daß es sich wirklich um eine Keimung fertig ausgebildeter Heterocysten, bei der die Zelluloseschicht verschwindet, handelte, zerlegte ich frisch gesammelte Thalli in so kleine Stückchen, daß sie unter dem Mikroskop vollkommen durchmustert werden konnten. Dabei wurden solche, die noch unentwickelte Heterocysten besaßen, ausgeschlossen. Die anderen kamen in Nährlösung. Nach zirka drei Wochen zeigten sich dieselben oben beschriebenen Stadien.

Aus den Fig. 11 bis 24 gehen die näheren Details der Keimung hervor. Sie erfolgt sowohl an interkalaren wie an terminalen Heterocysten. In der Regel tritt die erste Teilung vor dem Öffnen der Membran ein. Im gegenteiligen Fall ist die austretende Zelle abnorm groß (Fig. 12). Der Vergleich der Fig. 11 und Fig. 12 zeigt deutlich die bei der Keimung auftretende Veränderung in der Farbe und Beschaffenheit des Inhaltes und den Schwund der Zelluloseschicht. Der Keimling tritt entweder seitlich hervor (Fig. 12, 20, 21, 24), was durch eine auf die Längsachse der Heterocysten ± schiefgestellte Teilungsebene vorbereitet ist (Fig. 22), oder polar (Fig. 13, 14), letzteres meist bei terminalen oder hufeisenförmigen Heterocysten. In diesem Falle schnürt die dem Porus anliegende Zelle — ähnlich wie bei der Sprossung — eine kleinere Zelle ab, die sich durch den Porus zwängt und ihn durch ihr Wachstum dilatiert.

Cytologisch unterscheiden sich die Keimlinge in nichts von den gewöhnlichen vegetativen Zellen von *Nostoc commune*. Wie es mir bei *Nostoc commune* überhaupt schwer gelungen ist, schöne Endo- und Epiplastenbilder zu bekommen, da leicht Überfärbung eintritt, so war es auch der Fall bei den Keimlingen. Mit saurem Methylenblau erhielt ich meist den Zentralkörper, wie er in Heglers (11) Photogrammen dargestellt ist (siehe Fig. 19, 23, 24). In manchen Fäden sieht man große Epiplasten (die Zentralkörner Kohls), die sich im lebenden Zustand als stark lichtbrechende Kugeln vom übrigen Zellinhalt abheben (Fig. 15). Sie färben sich stark mit Methylenblau (siehe die ein anderes Objekt darstellende Fig. 26, oben). In noch ungeteilten oder zweigeteilten Keimlingen sieht man mitunter polare Körnchen (Fig. 16, 17). Sie sind keine Verschlußkörper im Sinne Kohls, sondern mit den im übrigen Zellinhalt verteilten, stark lichtbrechenden Körnchen identisch.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 24 zeigt eine keimende Heterocyste im Fadenverlauf: der Keimling ist lebensfrisch, die Zellen des Fadens abgestorben, wie aus ihrer gleichmäßigen Blaufärbung ersichtlicht ist.

Der Schwund der Zellulosemembranschicht, dieses für die Heterocysten so charakteristischen und rätselhaften Gebildes, ist sehr bemerkenswert. Die Annahme ist berechtigt, daß sie als Reservezellulose dient, die bei der Keimung verwendet wird. Das zeitliche Zusammenfallen des Verschwindens mit der Keimung kann kein zufälliges sein, da es im Falle einer vollständigen Keimung bei allen Heterocysten eintritt und die Zelluloseschichte, wie erwähnt, ansonsten sehr widerstandsfähig ist und in abgestorbenen Heterocysten noch lange erhalten bleibt. Auch zeigten sie die ungekeimten Heterocysten in denselben Präparaten immer.

Die Keimung trat nur bei den untergetaucht in Nährlösung liegenden Thalli ein. Kulturen auf relativ trockenen Substraten zeigten keine Keimungsstadien. Am günstigsten wirkte Zimmertemperatur. Auf einem ungeheizten Gang traten bedeutend weniger Keimungen auf; Warmhaustemperaturen wirkten ebenfalls hemmend.

Diese Beschreibung der Keimung der Heterocysten von *Nostoc commune* weicht von der Brands (6) beträchtlich ab. Die von ihm beobachteten Keimlinge zeigten eine hellere Färbung als die vegetativen Zellfäden, besaßen einen fast homogenen Inhalt und kleinere Dimensionen. Das erklärt sich daraus, daß Brand eine Keimung gar nicht beobachtet hatte, sondern verschiedene, am Freilandmaterial beobachtete Stadien in eine konstruierte Aufeinanderfolge brachte. Er beobachtete 1. aufgesprungene Heterocysten, die einen »fast homogen aussehenden, zwar wenig gefärbten, aber durchaus nicht wässerigen, sondern elastisch konsistenten, kugelförmigen Inhalt« austreten ließen (seine Fig. 2[1]). Dies kann man durch Druck auf das Deckglas, speziell bei *Nostoc commune* sehr leicht, an gewöhnlichen Heterocysten jederzeit erzielen.[2] 2. sah er »in vereinzelten Fällen« Heterocysten mit zweigeteiltem Inhalt, deren Membran in zwei oder mehr Stücke zersprungen war (Fig. 3). Dies ist eine Kombination der unter 1 angeführten Erscheinung mit den von mir am Eingang dieses Kapitels mitgeteilten Fällen von Heterocysten mit zweigeteiltem Inhalt, die zwar Ansätze zu einer Keimung darstellen und als solche wertvoll sind, aber als Keimung selbst nicht angesehen werden können. 3. beobachtete er kleinere und schwächer gefärbte Fäden (Fig. 1), die er

[1] Zu Brands Abbildungen ist zu bemerken, daß sie schematisiert sind, daher der Wirklichkeit nicht entsprechen. Seine Heterocysten besitzen polare Membranauswüchse, die nicht existieren (sie stellen wohl die polaren Körnchen vor). In diesem Punkt ist Kohls Polemik (14, p. 199) richtig. Auf die Strukturen der Membran ist er überhaupt nicht eingegangen.

[2] Diese Erscheinung tritt auch manchmal spontan ein, ohne daß dabei an eine Keimung zu denken wäre. Bornet und Flahault (3, 7, p. 211) machten diese Beobachtung an *Nostoc microscopicum*.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

als vorgeschrittene Keimlinge ansah, wozu kein Grund vorhanden ist; es handelt sich einfach um degenerierende vegetative Zellfäden.

Brand hat selbst den Beweis geliefert, daß es sich bei diesen drei Beobachtungen um Degenerationserscheinungen handelt (also daß sie einer Keimung gerade entgegengesetzt sind): Die Heterocysten und »ihre Derivate« färbten sich mit Methylenblau schon nach kurzer Zeit gleichmäßig blau, während in den vegetativen Zellen der Zentralkörper sichtbar wurde. Er verficht also eine gute Sache mit schlechten Gründen, weshalb wohl auch die Arbeit ohne wesentlichen Einfluß auf das Verständnis der Heterocysten blieb. Er betrachtete selbst seine Beobachtungen als Ausnahmeerscheinung, die seiner Meinung nach nur dafür spricht, daß der Inhalt der Heterocysten nicht tot sei und hielt im übrigen die Heterocysten für Reservestoffbehälter (7, p. 44). Seine diesbezüglichen an Freilandmaterial gewonnenen Beobachtungen, daß die Heterocysten nach Regen ihren Inhalt an die benachbarten vegetativen Zellen abgeben, die dann ein lebensfrischeres Aussehen als die entfernteren besitzen, sind unbewiesene Annahmen. Ich habe sie nie bestätigt gefunden.

Es schien natürlich wünschenswert, Keimungsvorgänge auch an anderen Formen festzustellen. Im folgenden seien die noch nicht erwähnten Fälle, in denen eine Keimung oder Ansätze dazu zu beobachten waren, mitgeteilt.

Ende Jänner wurden frisch gesammelte Kolonien von *Nostoc ellipsosporum* auf dieselbe Weise wie *Nostoc commune* behandelt, d. h. zerzupfte Thallusstücke in Nährlösung gebracht und bei Zimmertemperatur aufgestellt. Nach zirka einem Monat konnten Heterocysten mit dunkelgrünem, häufig zweigeteiltem Inhalt beobachtet werden. In der Mehrzahl der Fälle war die Zelluloseschicht nicht mehr vorhanden (Fig. 10). Fig. 28 zeigt eine Heterocyste mit erhaltener Zellulosemembran, deren Keimling keinen so lebensfrischen Eindruck wie in den Fällen mit rückgebildeter macht. Austreten der Keimlinge konnte nicht beobachtet werden, was wohl an der Spärlichkeit der im Material enthaltenen keimenden Heterocysten überhaupt gelegen ist.

An *Nostoc Linckia* (aus dem schon erwähnten Kulturglas) beobachtete ich ebenfalls keimende Heterocysten, die keine Zelluloseschicht besaßen (Fig. 25, mittlere Heterocyste). Fig. 27 stellt eine Heterocyste mit zweigeteiltem Inhalt mit einer solchen dar; die vegetativen Zellen leiden an »Cyanophycinnose«.[1] Wie in allen Fällen, in denen die Zelluloseschicht nicht aufgebraucht wird, ist der Keimling nicht weiter entwicklungsfähig. Das verrät sich schon dadurch, daß er nicht die ganze Heterocyste ausfüllt. Er ist

[1] An der Glaswand über dem Wasserspiegel waren eine Reihe solcher an »Cyanophycinnose« leidenden Kolonien angeklebt. Sie fielen durch ihre rotbraune Färbung auf.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zwar noch lebend, liegt aber in einer gleichmäßig durch Methylenblau färbbaren, im lebenden Zustand farblosen Substanz. Früher oder später schrumpft er und stirbt ab.

Von *Nostoc microscopicum* besaß ich ein Präparat, welches im August angefertigt worden war. Damals entgingen mir die in ihm enthaltenen Stadien keimender Heterocysten. Nachdem ich auf die ganze Frage aufmerksam geworden war, bemerkte ich eine Reihe von Keimungen, aus denen die in Fig. 29 und 30 dargestellten herausgegriffen sind. Zwei junge, kugelige Kolonien waren lebend in Glyzeringelatine eingelegt worden. Die vegetativen Zellen waren fast gar nicht geschrumpft[1] und zeigten nahezu die natürliche Färbung. In dem Präparat befanden sich außer normalen, ungekeimten Heterocysten solche mit zweigeteiltem Inhalt und offene terminale (hufeisenförmige), aus denen Keimlinge austraten. Am häufigsten war eine der in Fig. 25 von *Nostoc Linckia* dargestellten Anordnung analoge. Fig. 29 zeigt den Unterschied in der Farbe zwischen dem zweizelligen Keimling, der gerade aus der Heterocyste austritt, und den vegetativen Zellen. Nach oben zu schließt sich im Präparat noch eine intercalare Heterocyste an und darüber hinaus die Ergänzung der Serie.

Zwischen den Heterocysten befinden sich gelb bis braun gefärbte, degenerierte vegetative Zellen (wie in Fig. 25). Fig. 30 stellt ebenfalls ein Stück einer Serie dar: zu oberst eine leere interkalare, darunter eine terminale, aus der ein vierzelliger Keimling ausgetreten ist, daran anschließend eine degenerierte vegetative Zelle und — in der Figur nicht mehr sichtbar — eine junge terminale mit vegetativen Faden. In allen in dem Präparat enthaltenen Fällen ist der Unterschied zwischen den blaugrünen Keimlingen und den olivengrünen vegetativen Fäden sehr deutlich. Die gekeimten Heterocysten besitzen keine Zelluloseschicht, was aus ihrem geringen Lichtbrechungsvermögen ersichtlich ist (vgl. die interkalare und die gekeimte terminale Heterocyste in Fig. 30). Das Präparat, das an sich nicht beweisend wäre, ist eine brauchbare Ergänzung zu den Beobachtungen an *Nostoc commune*.

An *Anabaena Hallensis*, die von einer nahezu vertrockneten Agarkultur in Nährlösung gebracht wurde, waren die in Fig. 3 bis 5 dargestellten Erscheinungen zu beobachten. In einer Reihe von Fällen hatte sich der Inhalt, ohne zu ergrünen, in zwei, drei oder vier Teile geteilt (Fig. 3, 5). Die Zelluloseschichte war erhalten. In einigen war der Inhalt größer geworden und ergrünt, die Zelluloseschicht war rückgebildet. An den Polen, wo sie dicker ist, waren noch Reste erhalten (Fig. 4). Öffnung der Heterocysten konnte nicht beobachtet werden, da die Kultur einging,

[1] Da bei den Schizophyceen Plasmolyse wegen des Fehlens größerer Zellsaftvakuolen nur schwer zu erzielen ist, kann man leicht ungeschrumpfte Präparate in Glyzeringelatine herstellen, wenn man dafür sorgt, daß die Gelatine nicht zu schnell erstarrt, so daß die Zellen Zeit finden, sich mit ihr zu sättigen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wie die eintretende Gelbfärbung der vegetativen Zellen zeigte. Es scheint somit Mangel an Nährstoffen eingetreten zu sein, was auch das Nichtergrünen der meisten Keimlinge erklärt. Dieser Fall zeigt besonders deutlich, daß der Inhalt deshalb, weil er gelb ist, noch nicht degeneriert zu sein braucht. Als Ausgangsmaterial wurde nur solches mit vollentwickelten Heterocysten verwendet, so daß es sicher ist, daß es sich um Rückbildung der Zelluloseschicht handelt, da die Keimung schon nach 14 Tagen erfolgte, in welcher Zeit die Bildung neuer Heterocysten nicht soweit vorgeschritten sein kann. Auch spricht die Fig. 4 unmittelbar gegen eine solche Annahme, da die Ausbildung der Zelluloseschicht an den Polen nicht soweit gediehen sein kann, ohne daß auch am Äquator eine ähnliche Ausbildung erfolgte.[1]

Diskussion der Resultate.

Keimungsvorgänge an Heterocysten im weiteren Sinn (Ergrünung oder Teilung des Inhalts) wurden beobachtet an:

Nostoc punctiforme,
» *Linckia,*
» *carneum,*
» *ellipsosporum,*
» *commune,*
» *microscopicum;*
Anabaena Hallensis;
Tolypothrix lanata,
» *limbata.*

Rückbildung der Zelluloseschicht an:

Nostoc ellipsosporum,
» *commune,*
» *microscopicum.*

Austreten des Keimlings an:

Nostoc commune,
» *microscopicum.*

[1] Ich versuchte außerdem folgende Mittel, um die Heterocysten zum Keimen anzuregen: Ätherisierung (24 und 48 Stunden in 0·1% Ätherwasser); Warmbad; vorübergehende Plasmolyse (Eintauchen in konzentriertes und auf $^1/_2$ verdünntes Glyzerin); Giftwirkungen (1 bis 8tägiges Verweilen in Lösungen verschiedener Konzentration von NaCl, $FeSO_4$, Urannitrat, Zitronensäure); vorübergehende Einwirkung von stark konzentrierten alkalischen, neutralen und sauren Nährlösungen. Nach den Versuchen wurde das Material in frische Nährlösung (normaler Konzentration) gebracht. Es erfolgte normales vegetatives Wachstum (im Falle der Ätherisierung sehr üppiges). Keimungserscheinungen der Heterocysten konnten nicht beobachtet werden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Diese Erscheinungen sind zu selten, als daß sie als Funktionen der Heterocysten schlechthin gelten könnten, aber zu häufig, als daß sie als bloß zufällige, ausnahmsweise, den Heterocysten nicht wesentliche Vorgänge aufgefaßt werden könnten. Die Heterocysten sind demnach als funktionslos gewordene Fortpflanzungsorgane anzusehen.

Die Teilungsvorgänge im Innern der Heterocysten, bei denen ein Verbrauch der Zelluloseschichte nicht stattfindet, stellen Ansätze zu einer Keimung ohne fernere Entwicklungsmöglichkeit dar, abnorme Erscheinungen an Formen, die das Vermögen, in die ursprüngliche Funktion zurückzufallen, in weitgehendem Maß verloren haben. Sie sind aber wertvoll als Hinweis auf die Natur der Heterocysten als Fortpflanzungsorgane überhaupt.

Der Bau der Heterocysten ist somit aus ihrer Funktion erklärt. Das Vorhandensein einer Zelluloseschichte, die zugleich einen Schutz des Protoplasten und Reservematerial darstellt, die eigene, den Protoplasten umgebende Membran, sowie die Anordnung in Serien wird sinnvoll.

Es ist noch unklar, welcher Kategorie von Fortpflanzungsorganen die Heterocysten angehörten. Sie scheinen den Dauerzellen analoge Bildungen zu sein.[1] Möglicherweise ist auch das schon die Folge eines Funktionswechsels: es könnten die Heterocysten noch früher Gonidangien gewesen sein, die Akineten erzeugt hätten, wofür man die Beobachtung Spratts (20) anführen könnte. Diese könnten wieder reduzierte Zoosporangien darstellen, wie es Lotsy (16, p. 379) will. Doch ist das eine Annahme, die der realen Unterlage noch entbehrt.

Einiges ist noch über die kleine Zahl der beobachteten Keimungen in Anbetracht des großen untersuchten Materials zu sagen. Die größte Zahl von Keimungen konnte ich an der Gattung *Nostoc* feststellen, also derjenigen Gattung, von der mir die meisten Arten zur Verfügung standen. Bei Untersuchung mehrerer Arten der anderen Gattungen, besonders der selteneren, ließe sich die Zahl der Keimungen wahrscheinlich um ein beträchtliches vermehren. Doch ist sicherlich nicht bei allen Formen das Rückschlagsvermögen in gleichem Maß entwickelt.

Wenn ich gerade an einer so häufigen und vielfach untersuchten Pflanze wie *Nostoc commune* die wichtigste und in die Augen springendste Beobachtung machte, so hängt dies von dem zweiten Faktor ab, der einer Beobachtung von Keimungen hinderlich ist, nämlich von der Unkenntnis der Bedingungen, unter denen sie erfolgen. Soviel ist klar, daß möglichst günstige Bedingungen, unter denen an erster Stelle Feuchtigkeit in Betracht kommt, herrschen müssen. Das Vorangehen von ungünstigen (d. h. das

[1] Derselben Ansicht ist Lemmermann (15, p. 15) und West (22, p. 313).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wachstum ohne dauernde Schädigung sistierenden) Umständen (Kälte, Trockenheit) scheint wichtig zu sein.[1] In den meisten Fällen keimen die Heterocysten auch dann nicht, wenn diese Bedingungen, wenigstens anscheinend, verwirklicht sind. Vielleicht übt auch die Jahreszeit einen gewissen Einfluß aus: bis auf den Fall von *Nostoc microscopicum* beobachtete ich alle Keimungen mit Verbrauch der Zellulosemembran nach der Winterruhe.

Zusammenfassung.

Die Heterocysten sind Fortpflanzungsorgane, die ihre Funktion im Laufe der Entwicklung verloren haben. Unter Umständen vermögen sie in die verlorengegangene Funktion zurückzufallen. In diesen Fällen tritt eine Keimung ein, bei der der gelbe Inhalt ergrünt, die als Schutz und Reservestoff dienende Zelluloseschicht aufgebraucht wird, der Keimling aus der Heterocyste austritt und zu einem normalen vegetativen Zellfaden heranwächst.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, auch an dieser Stelle Herrn Hofrat Wettstein für das Interesse, welches er dieser Arbeit entgegengebracht hat, ergebenst zu danken, ebenso Herrn Doz. Dr. F. Knoll für viele nützliche Winke und Ratschläge meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

[1] Auch Spratt (20, p. 376) beobachtete die Gonidienbildung dann, wenn der Austrocknung überlassene Kolonien in frische Nährlösung gebracht wurden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Erläuterung der Tafel.

Vergrößerung aller Figuren 2500 : 1.

Fig. 1. *Anabaena oscillarioides*. Heterocysten und in Entwicklung begriffene Dauerzellen. Saures Methylenblau Baumgärtels ohne Fixage, mit 0·5% KOH differenziert.

Fig. 2. *Tolypothrix limbata*. Vegetative Zellen, Heterocysten in Bildung, vollentwickelte Heterocysten. Lebend.

Fig. 3 bis 5. *Anabaena Hallensis*. Heterocysten in verschiedenen Keimungsstadien. Lebend.

Fig. 6 bis 9. *Tolypothrix lanata*.

Fig. 6. Heterocysten in scheinbarer Dreiteilung begriffen. Lebend.

Fig. 7. Heterocysten in scheinbarer Zweiteilung begriffen. Behandlung wie Fig. 1.

Fig. 8, 9. Ansätze zu einer Keimung der Heterocyste. Lebend.

Fig. 10. *Nostoc ellipsosporum*. Tote und keimende Heterocysten. Lebend.

Fig. 11 bis 24. *Nostoc commune*. Keimungsstadien der Heterocysten.

Fig. 19, 23, 24 wie Fig. 1 behandelt, alle übrigen lebend.

Fig. 25 bis 27. *Nostoc Linckia*.

Fig. 25. Serie von drei Heterocysten, die mittlere in Keimung begriffen. Lebend.

Fig. 26. An »Cyanophycinnose« leidender Faden mit terminaler Heterocyste mit Keimling. Wie Fig. 1 behandelt.

Fig. 27. Stück einer Serie von drei Heterocysten, die mittlere mit gekeimtem Inhalt. Ihre Membranschichten durch Druck auf das Deckglas sichtbar gemacht. Lebend.

Fig. 28. *Nostoc ellipsosporum*. Ansatz zu einer Keimung der Heterocysten. Lebend

Fig. 29, 30. *Nostoc microscopicum*.

Fig. 29. Stück einer Serie mit einer gekeimten Heterocyste.

Fig. 30. Desgleichen, mit austretendem vierzelligen Keimling.
Beide nach einem ungefärbten Glyzeringelatine-Präparat.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Literaturübersicht.

1. Baumgärtel, O.: Das Problem der Cyanophyceenzelle (Archiv für Protistenkunde 1920).
2. Beck v. Mannagetta: Die Sporen von *Microchaete tenera* Thuret und ihre Keimung (Österr. bot. Zeitschr., 1898).
3. Bornet-Flahault: Révision des Noctocacées hétérocystées (Ann. d. scienc. nat., 7. sér. Bot. 3, 4, 5, 7).
4. Bornet-Thuret: Notes algologiques II (Paris 1880).
5. Borzi, A.: Note alla morfologia e biologia delle alghe ficocromacee (Nuovo giorn. bot. it. X).
6. Brand, F.: Bemerkungen über Grenzzellen und über spontan rote Inhaltskörper der Cyanophyceen (Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1901).
7. — Morphologisch-biologische Betrachtungen über Cyanophyceen (Beih. z. bot. Zentralbl., XV).
8. Carter: Ann. and magaz. nat. hist., II. Ser., Vol. XVIII.
9. Fischer, A.: Die Zelle der Cyanophyceen (Bot. Ztg., 1905).
10. Gomont, M.: Recherches sur les enveloppes cellulaires des Nostocacées filamenteuses (Bull. de la soc. bot. de France 1888).
11. Hegler, R.: Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle Jahrb. f. wiss. Bot., 1901).
12. Hieronymus, G.: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Algen (Cohns Beitr. zur Biol. d. Pfl., Bd. V).
13. Kirchner, O.: *Schizophyceae* (Engler-Prantel, Nat. Pflanzenfam. I, 1*a*).
14. Kohl, J.: Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung ihres Kernes. Jena 1903.
15. Lemmermann, E.: *Schizophyceae* (Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, 3, I, Leipzig 1910).
16. Lotsy, J. P.: Vorträge über botanische Stammesgeschichte I. Jena 1907.
17. Molisch, H.: Die Krystallisation und der Nachweis des Xanthophylls (Karotins) im Blatte (Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1896).
18. Palla, E.: Beitrag zur Kenntnis des Baues des Cyanophyceenprotoplasts (Jahrb. f. wiss. Bot., 1893).
19. Pringsheim, N.: Über die Befruchtung und Keimung der Algen (Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1855).
20. Spratt, E. R.: Some observation on the life history of *Anabaena Cycadeae* (Ann. of Bot. 25, 1).
21. Turchini, T.: Rôle de l'hétéroeyste des Noctocacées (Revue gén. d. Bot. XXX, Nr. 357, 1918).
22. West, G. S.: A treatise on the British freshwater Algae, Cambridge 1904.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Autor del.

Secession, Graphische Kunstanstalt, Wien VIII.